©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die taxonomische Zugehörigkeit von *Dasogale fontoynonti* G. GRANDIDIER, 1928

Von WALTER PODUSCHKA und CHRISTL PODUSCHKA, Wien*

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-naturw. Klasse am 16. 12. 1982 durch das k. M. Friedrich SCHALLER)

Einleitung

1928 beschrieb Guilleaume GRANDIDIER im Bulletin de l'Académie malgache zwei Exemplare von Tenrecinen (Mammalia: Insectivora) als neue Gattung und Art *Dasogale fontoynonti*. Die Ortsangabe der Herkunft der Tiere ist mehr als dürftig, es wird nur „grande forêt orientale" angegeben. Nach GRANDIDIER waren die beiden Exemplare bereits einige Jahre früher gesammelt, zuerst in Formol konserviert und später getrocknet worden und erlitten einige, jedoch nicht näher definierte Schäden („quelques dommages du fait des Dermestes").

Zum Zeitpunkt der Erstbeschreibung gehörten sie der Sammlung der Madagassischen Akademie der Wissenschaften an. Anläßlich von Studienreisen nach Madagaskar suchten STARCK im Jahre 1971 und der Senior-Autor im Jahre 1978 vergeblich nach ihrem Verbleib: Es hieß, sie wären entwendet worden. Interessanterweise schreibt WALKER 1975 (1. Auflage 1964) „The only specimen known of *D. fontoynonti* is in the Paris Museum", was auch von HERTER (1968) und EISENBERG und GOULD (1970) übernommen wurde. Wieso es zu der Einzahl kam, ist unklar. Tatsächlich befinden sich beide Exemplare seit dem 14. Januar 1947 im Museum of Comparative Zoology der Harvard University in Cambridge, Massachusetts. Keine weiteren Exemplare von *Dasogale* wurden je gefunden oder als solche beschrieben.

Die Gültigkeit des Taxons wurde seit der Erstbeschreibung nie mehr überprüft, in Sammelwerken wurde *Dasogale* zumeist kommentarlos angeführt (A. GRANDIDIER & PETIT, 1932; ALLEN, 1939; SIMPSON, 1945; FRIANT, 1947; HEIM DE BALSAC & BOURLIÈRE, 1955; HERTER, 1962; ANDERSON & JONES, 1967; VAN VALEN, 1967; EISENBERG & GOULD, 1970; STARCK, 1978; CORBET & HILL, 1980; EISENBERG, 1981).

Allerdings wurden auch mehr oder weniger deutlich Zweifel laut (HEIM DE BALSAC, 1972**, STARCK, 1974), und manche Autoren drückten dies offensichtlich durch Nichterwähnung des Taxons aus (PETTER & PETTER-ROUSSEAUX, 1963; THENIUS, 1969 und 1979).

Diese Arbeit wurde mit Hilfe der Stiftung Volkswagenwerk durchgeführt.

HEIM DE BALSAC schreibt in dieser Arbeit den Artnamen mit *Dasogale fontoynauti*!

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

G. GRANDIDIER (1928) tendierte dazu, *Dasogale* in die Nähe von *Echinops* zu stellen. Diese Annahme wird hier kritisch untersucht und in Frage gestellt. Die bei der Revision eines Taxons unbedingt nötige Genauigkeit zwingt zu größtmöglicher Vielfalt der zu untersuchenden Einzelkriteria bei *Dasogale*, die sowohl mit den Gegebenheiten bei *Echinops* wie auch bei *Setifer* verglichen und bewertet werden müssen.

Beschreibung des Typusmaterials

1.
Das Typusexemplar besteht aus einem beschädigten Cranium (Abb. 1, 2, 3), der vollständigen Mandibula (Abb. 4, 5), einigen Extremitäten-Knochen und einigen Hautstücken mit Stacheln. Die folgenden Beschriftungen liegen bei:

a) Museum of Comparative Zoology No. 45016, Type of Dasogale fontoynonti G. GRANDIDIER, 1928, Bull. Acad. Malgache, 11:85

b) ~~Echinops~~? nov. spec. 45016 M. C. Z. envoi de l'Académie malgache 1917 – côte est de Madagascar – existe un autre exemplaire dans l'alcool.

Hier taucht zum ersten und einzigen Mal die Jahreszahl 1917 auf. Stimmt sie, wurden die genannten Exemplare von GRANDIDIER erst 11 Jahre nach ihrem Fund beschrieben. Die ursprüngliche Bezeichnung „Echinops" ist auf diesem Begleitzettel durchgestrichen.

c) Collection Grandidier
M. C. Z.
45016
Dasogale fontoynonti

nov. gen. nov. spec. Type
G. G. 1927 Madagascar

Hier wird das Jahr 1927 angegeben.

Der Occipitalteil des Schädels fehlt. Die Schädeldecke ist im Bereich der Frontalia in einer schräg verlaufenden Linie eingedrückt, was besonders bei Schräglicht zu bemerken ist. Dadurch erlitt das Cranium eine gewisse, der Differentialdiagnose mit *Echinops* und *Setifer* jedoch nicht abträgliche Verformung. Die Molaren der oberen Zahnreihe erscheinen abgekaut; bei ihnen könnte es sich um Milchzähne handeln. Die Zähne des Unterkiefers scheinen weit weniger abgenützt zu sein, die beiden letzten Molaren sind im Durchbruch. Ob die davor liegenden Praemolaren und Molaren ihrerseits trotz ihrer gering erscheinenden Abnützung der ersten Zahngeneration angehören, wage ich nicht zu entscheiden. Eine Röntgenaufnahme ermöglichte keine diesbezügliche Aussage. Abb. 6.

Da auch die I^1 noch etwa gleich groß mit den I^2 sind, haben wir ein noch nicht ausgewachsenes Tier vor uns. Dies wird durch die noch deutlich sichtbaren Schädelnähte und die auffallend kurzen Krallen bestärkt. Der obere Canin und der P^{1*} haben 2 Wurzeln, der P^2 drei. Die Zahnhälse bzw. die Wurzeln der oberen Molaren sowie des P^3 füllen die Alveolen nicht vollständig aus, möglicherweise werden sie von der nachkommenden Permanentzahngeneration hochgedrückt und dadurch gelockert.

Da hier nicht auf die vielumstrittene Frage eingegangen werden soll, welcher Praemolar im Laufe der Phylogenie der Eutheria verlorengegangen ist, möchte ich die vorhandenen Praemolaren ihrer Reihenfolge nach mit P^1, P^2 und P^3 bezeichnen. Damit schließe ich mich der Methode von CLEMENS (1979) an, der seinerseits ZIEGLERS Meinung (1971), daß die gemeinsamen Ahnen der Marsupialia und der Eutheria vier Praemolaren gehabt hätten, als unbewiesen bezeichnete.

Abb. 1–5: *Dasogale fontoynonti*, Typusexemplar. Foto: Museum Comp. Zoology, Harvard University.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

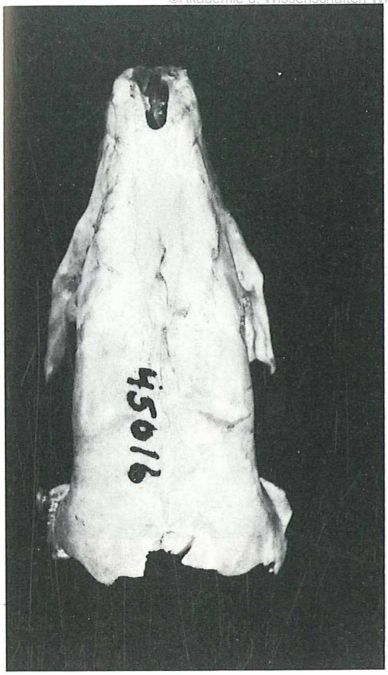

Abb. 1

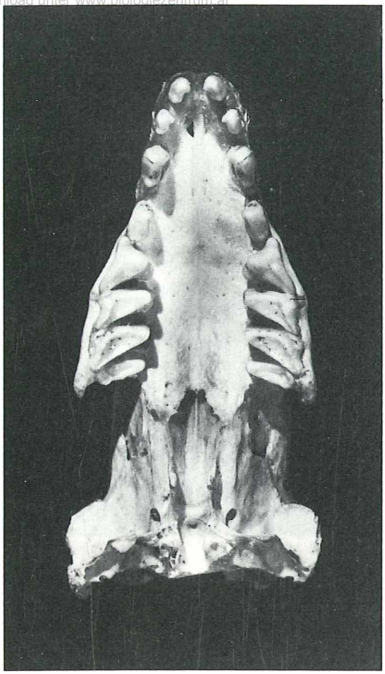

Abb. 2

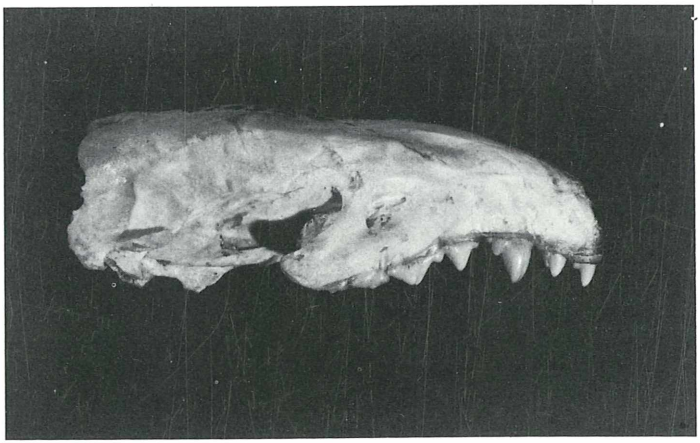

Abb. 3

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

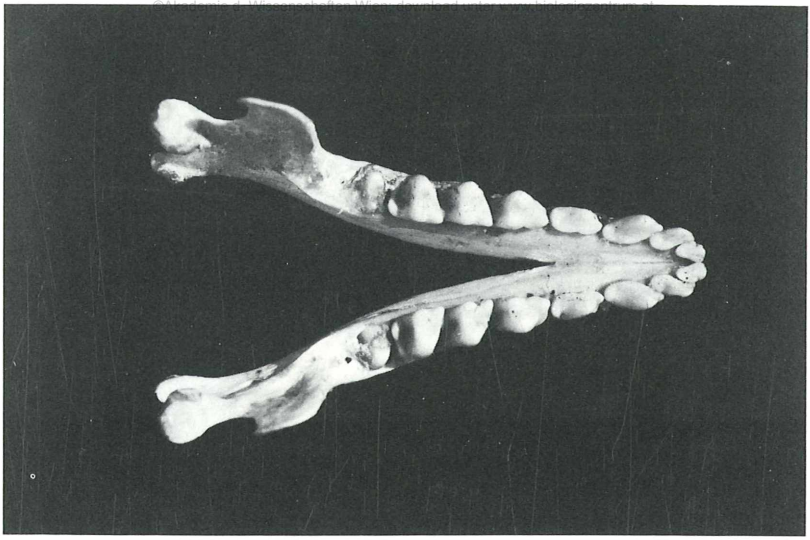

Abb. 4

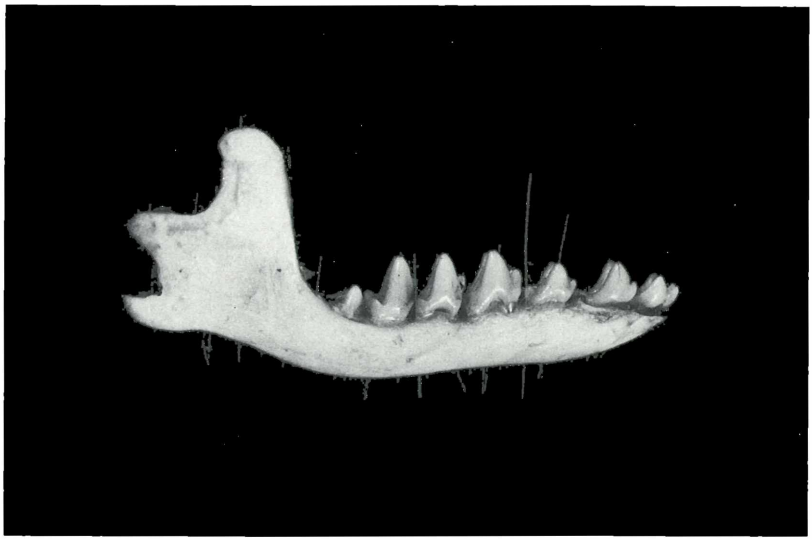

Abb. 5

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

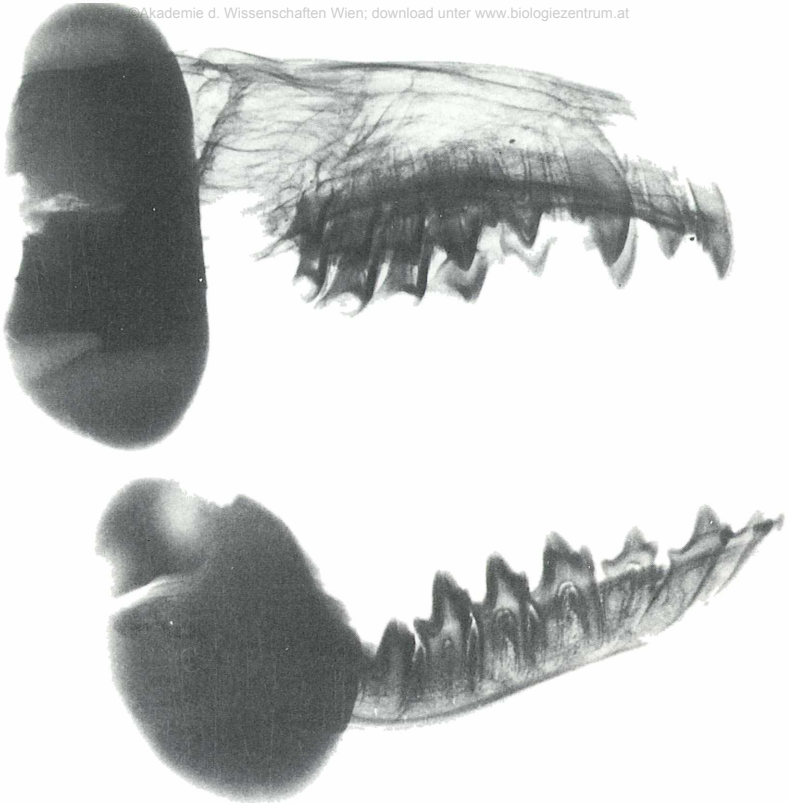

Abb. 6: Röntgenaufnahme des Typusexemplars, lateral. Foto: Maria Rutzmoser (Mus. Comp. Zool., Harvard University).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

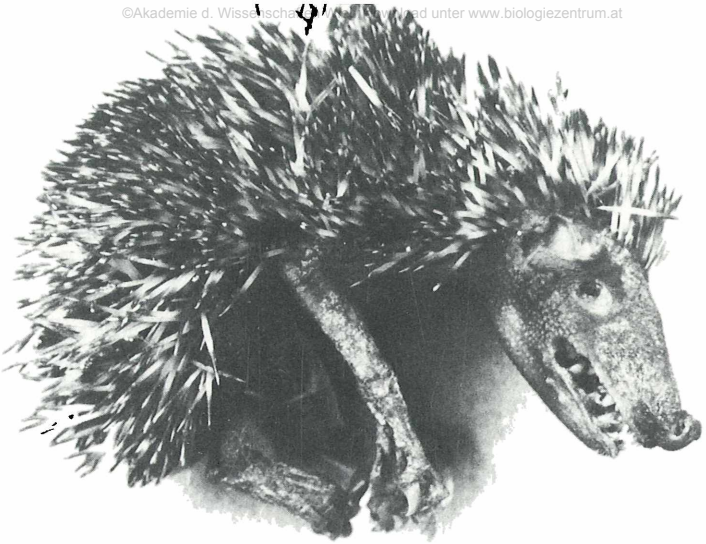

Abb. 7: *Dasogale fontoynonti,* Co-Type.

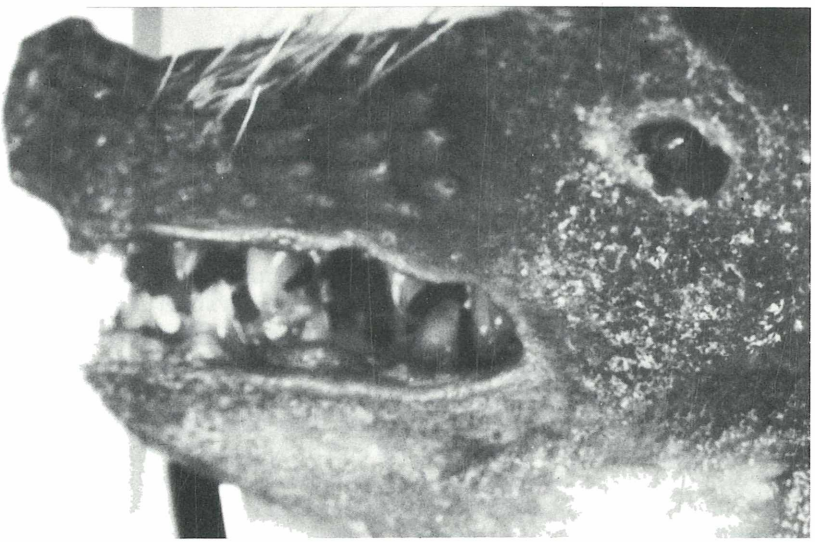

Abb. 8: *Dasogale f.,* Co-Type. Beachte die Sinushaarwarzen an der Schnauze und das eingetrocknete Sekret (?) an den Lidern.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ungewöhnlich erscheinen die nur wenig distal gerichteten Spitzen des *Processus zygomatici maxillaris*. Die dorsale Kante des Palatinums an den Choanen ist median ausgebrochen, doch kann ihr ursprünglicher Verlauf einigermaßen rekonstruiert werden (Abb. 2).

2.

Die Co-Type. Sie befindet sich in Alkohol, Schädel und Skelett sind in situ (Abb. 7). Die beiden Begleitzettel haben den folgenden Wortlaut:

No. 45532 Museum Comp. Zoology, Dasogale fontoynonti Grandidier, Loc. Madagascar, east coast coll.

Auf der Rückseite ist das Zitat der Erstbeschreibung angegeben:

1928, Bull. Acd. Malgache, 11: 85, published 1930.

Hier haben wir eine weitere falsche Jahreszahl: Das genannte Publikationsjahr ist unrichtig.

Am Glas befinden sich folgende Angaben:

No. 45532 Co-Type, Dasogale fontoynonti, Madagascar: east coast, Grandidier collection.

An Bauch und Extremitäten des Alkoholexemplares befinden sich keine Haare, sie scheinen ausgefallen zu sein. Dies muß zeitlich nach der Erstbeschreibung geschehen sein, da GRANDIDIER noch von schütteren seidigen Haaren („poils soyeux clairsemés") schreibt. Die Haut ist lederbraun, rauh und aufgrund der vorhandenen Haarpapillen körnig anzusehen. Einige abgebrochene Vibrissen befinden sich auf der linken Schnauzenseite und am Kinn (Abb. 8). Sie sprießen aus Sinushaarwarzen, die analog jenen von *Setifer* in vier Reihen angeordnet sind. Die Gliedmaßen und Pfoten (Hände) sind abgezehrt oder vertrocknet und vermitteln den Eindruck, daß dieses Tier verhungert ist. Die Vibrissen der rechten Schnauzenseite scheinen abgebrochen oder abgeschnitten zu sein, ebenso das rechte Ohr. Ob die unregelmäßige, sich von der Lidhaut des offenen Auges deutlich abhebende Masse in den letzten Lebensminuten ausgetretenes und eingetrocknetes Augendrüsensekret ist, wie es u. a. bei *Setifer* und *Echinops* kurz vor dem Exitus aus der Lidspalte austritt (PODUSCHKA, 1974), vermögen wir nicht zu bestimmen.

Diskussion einzelner Kriteria

Die von GRANDIDIER (1928) veröffentlichte Handzeichnung von *Dasogale*, ausgeführt von J. Terrier, wurde in manchen Sammelwerken übernommen (WALKER, 1964, 1975). Sie ist indessen großenteils ein Phantasieprodukt: Die Mundspalte, der Übergang der Gesichtsstacheln in die Gesichtshaare, sowie die Stellung der Zehen und Finger, wie auch die Fußstellung sind offensichtlich Anlehnungen an *Echinops* bzw. *Setifer*. Die Zeichnung kann daher nicht als glaubhafte Aussage gewertet werden, da sie ja nach toten und – wie GRANDIDIER selbst angibt – bereits vertrockneten Kadavern angefertigt wurde.

In diesem Zusammenhang muß erwähnt werden, daß die von GRANDIDIER angegebenen Maße des Alkoholexemplares „crâne et squelette in situ") anzweifelbar sind: Auch wenn der Kadaver zu GRANDIDIERS Zeit noch nicht zusammengerollt war, wäre das Resultat einer externen Messung mehr als unsicher, da aufgrund des von GRANDIDIER selbst beschriebenen Fixierungsablaufes (zuerst in Formol, dann getrocknet, dann Dermestes ausgesetzt) kaum mit aussagekräftigen Werten gerechnet werden kann. Zudem sind solche Messungen bei hartstacheligen Insectivoren mit ihrer ungemein kontraktilen Muskelkalotte immer mit Vorsicht zu betrachten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Hautfarbe des Körpers beider Individuen kann nicht als taxonomisches Kriterium dienen, da Grandidier selbst ganz richtig bemerkt, „les procédés du conservation ont pu modifier". Außerdem kommen sowohl bei *Echinops* als auch bei *Setifer* individuelle Farbabstufungen sogar innerhalb eines Wurfes vor (Poduschka, 1974).

Grandidier meint, daß die von ihm beschriebenen Tiere noch am ehesten Ähnlichkeit mit *Echinops* hätten. Er will aber Unterschiede finden a) im Habitat, b) in der Größe, c) in den Proportionen, d) in der Schädelform, e) in den Zähnen. Diese Unterschiede sollen hier überprüft und besprochen werden, weitere hinzugefügt. Prinzipiell soll aber die Frage aufgeworfen werden, ob tatsächlich *Echinops* für einen Vergleich in Frage kommt, bzw. ob nicht viel eher *Setifer* herangezogen werden sollte. Grandidier hat eine naheliegende Möglichkeit nicht ins Auge gefaßt, nämlich daß es sich bei den von ihm beschriebenen Exemplaren um Jungtiere handeln könnte. Diesem Irrtum erlag bekanntlich Jentink (1879), als er die im Museum Leiden befindlichen montierten Bälge präadulter *Centetes ecaudatus* als *Hemicentetes madagascariensis* Gray beschrieb.

ad a)
Habitat, bzw. geographische Verbreitung: Grandidier gibt für *Echinops* „les grandes plaines de la côte occidentale" an, während *Dasogale* „dans les sous-bois ombreux, chauds et humides de la grande forêt de l'est" leben bzw. von dort stammen soll. Da indessen das Verbreitungsgebiet von *Setifer setosus* mit mehr als der gesamten Osthälfte der Insel angegeben wird, wäre *Dasogale* demnach mit *Setifer* entweder sympatrisch – oder identisch.

ad b) und c) Größe und Proportionen:
Beim Vergleich der Schädelmaße fällt auf, daß alle kleiner sind als die von Grandidier selbst angegebenen Maße für *Setifer,* jedoch bis auf eine identische Größe über den von Grandidier zum Vergleich angebotenen Maßen von *Echinops* liegen.

Generell muß aber bemerkt werden, daß die von Grandidier angegebenen Schädelmaße des Typusexemplares bezweifelbar sind. Sie sollen daher einzeln erwähnt werden:

Die Angabe der Gesamtlänge des Schädels (Grandidier: 0,032 [?]) wurde von Grandidier selbst mit dem Fragezeichen versehen und ist natürlich nicht relevant, da ein Teil der Parietales und der gesamte Occipitalteil fehlt.

Die größte Breite (G.: 0,017) ist nicht zu bestimmen, da der caudale Rand des Palatinums abgebrochen ist. Die Höhe der letzten Molaren (0,014) und des Canins (0,007) sind irrelevant, da es sich um ein im Zahnwechsel befindliches Individuum handelt.

Die Länge der Mandibula (0,028) ist die einzige gute, von Grandidier angegebene Meßstrecke. Da sie mit unseren Messungen übereinstimmt, benützte auch Grandidier hier die üblichen Meßpunkte Articulare und Symphyse. Die Länge der unteren Zahnreihe (0,017) und die Höhe der letzten Molaren (0,011) sagen nichts aus für einen Vergleich, da der hier sichtbare letzte Molar eben im Austreten begriffen ist und nicht unbedingt der letzte tatsächliche Molar sein muß.

Vergleicht man die bei dem Typusexemplar von „*Dasogale*" feststehenden (weil tatsächlich vorhandenen) Meßstrecken (kleinste Interorbitalbreite, Abstand der *Processus zygomatici maxillaris,* Länge der Mandibula) mit den entsprechenden Werten von einigen Exemplaren von *Echinops* und *Setifer,* so ergeben sich die Werte der Tab. 1. Zum Vergleich standen 1? vermessene Exemplare von *Echinops* und 23 von *Setifer* zur Verfügung. Die unterschiedliche n-Zahl ist dadurch zu erklären, daß die *Proc. zyg. max.* teilweise abgebrochen sind, bzw. daß die Unterkiefer einzelner Museumspräparate fehlen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 9: Juveniler *Setifer setosus*. Beachte die 4 Sinushaarwarzen-Reihen an der Schnauze und die nicht das Substrat berührenden Krallen der Vorderfüße.

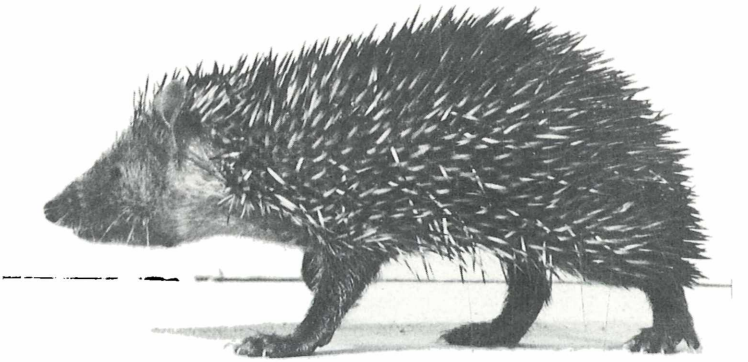

Abb. 10: Juveniler *Echinops telfairi*.

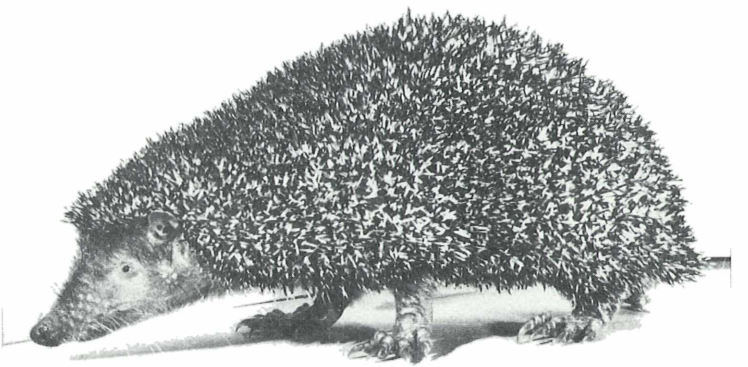

Abb. 11: Juveniler *Setifer setosus*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

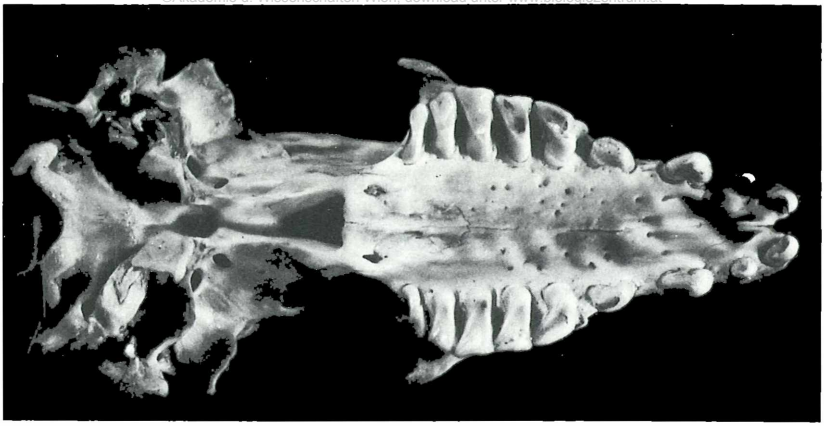

Abb. 12: Occlusal-Ansicht des Schädels eines adulten *Setifer setosus*.

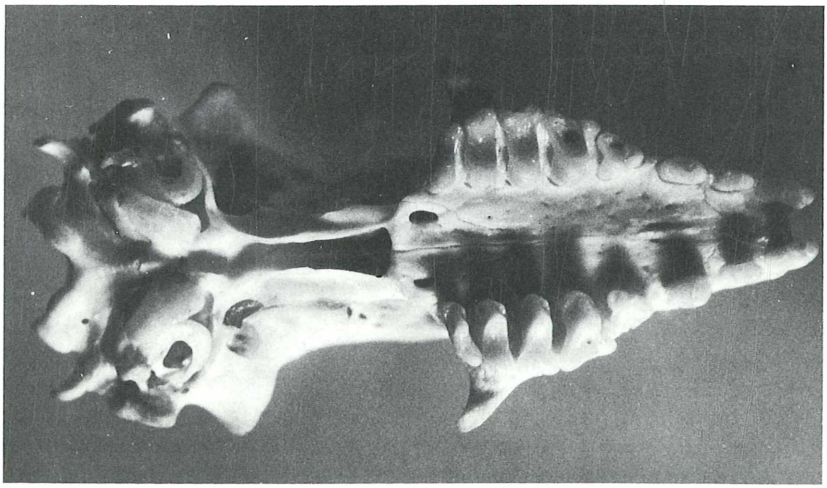

Abb. 13: Occlusal-Ansicht des Schädels eines adulten *Echinops telfairi*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 14: Occlusal-Ansichten eines juvenilen und eines adulten *Centetes ecaudatus*. Beachte bei dem Jungtier das Austreten des M^2. Für den M^3 ist noch kein Platz vorhanden: Das Palatinum wird sich also im Laufe des Wachstums noch sehr nach occipital ausdehnen und dadurch für den M^3Platz schaffen.

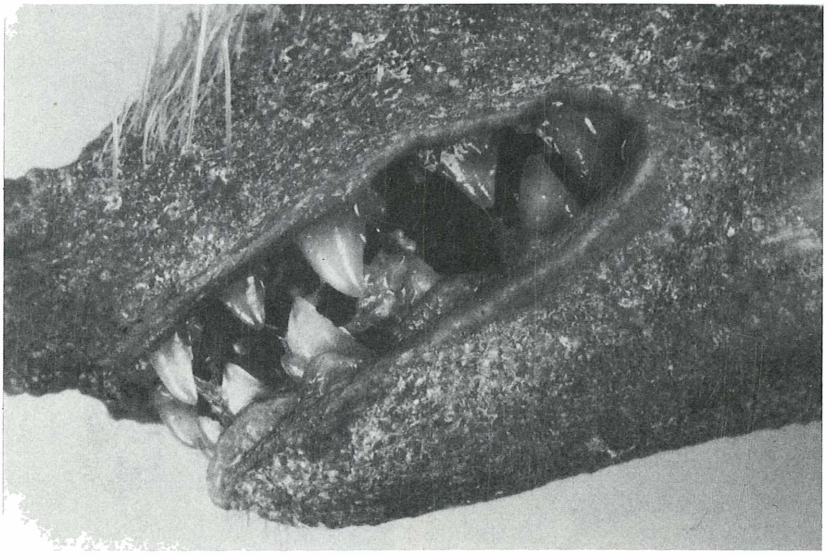

Abb. 15: Inzisiven, Canin und die ersten beiden Praemolaren der Co-Type von *Dasogale*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

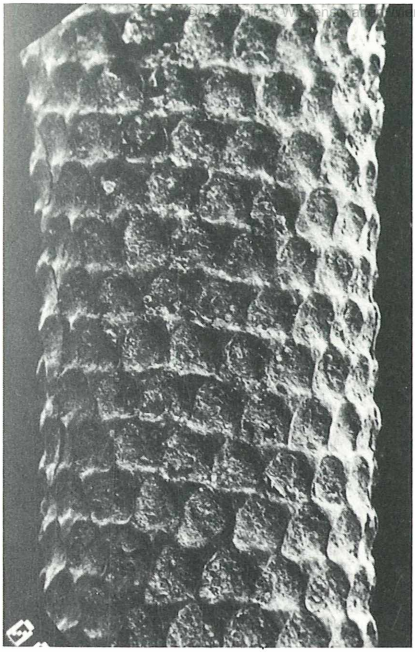

Abb. 16: Stacheloberfläche des Typusexemplars von *Dasogale*. Elektronen-Mikroskop, 110×.

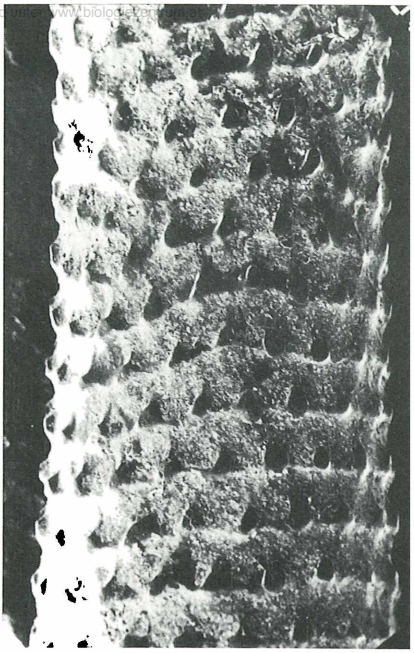

Abb. 17: Stacheloberfläche der Co-Type von *Dasogale*. Elektronen-Mikroskop, 110×.

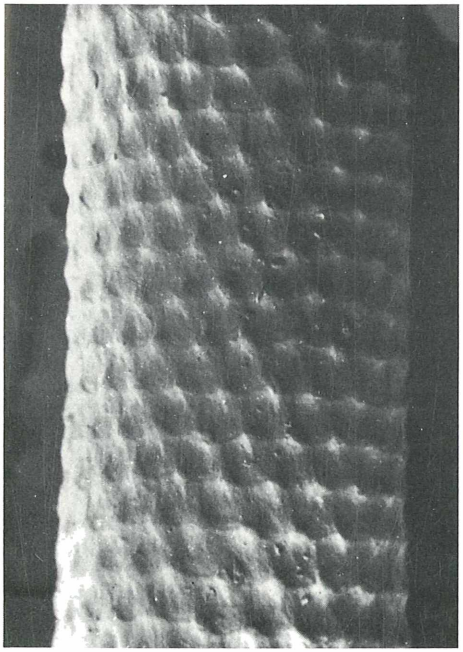

Abb. 18: Stacheloberfläche eines *Setifer setosus*.

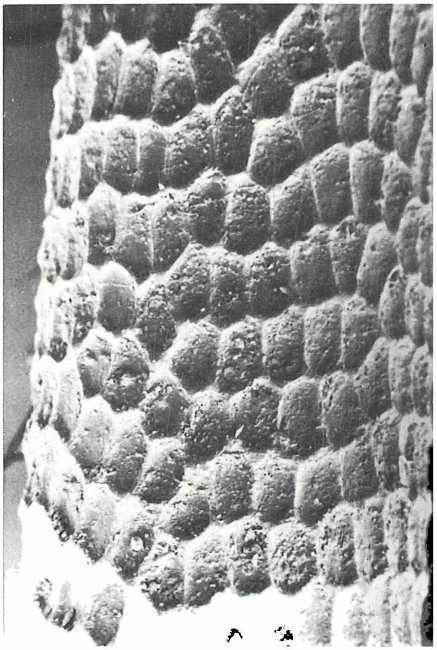

Abb. 19: Stacheloberfläche eines *Echinops telfairi*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

		KlIOBr	Zyg	AS	
Dasogale	MCZ 45016	10,0	14,2	27,95	
Echinops	MCZ 45010	8,45	16,26	26,0	
	MCZ 45011	8,0	16,0	–	
	MCZ 45012	8,0	16,0	25,25	
	MCZ 45013	8,2	16,46	27,0	
	MCZ 16330	7,65	14,0	22,6	praeadult
	MCZ 16331	8,5	15,8	23,9	
	MCZ 46009	7,56	14,44	23,5	praeadult
	AMNH 170601	8,4	15,4	25,6	
	AMNH 207719	8,7	16,0	25,2	
	NMNH 328642	9,4	17,46	28,2	
	NMNH 328645	8,12	14,78	25,3	
	POD.	7,72	15,73	25,77	
Schnitt	n = 12	8,195	15,694		
	n = 11			25,3	
Setifer	MCZ 5112	10,65	21,8	37,15	
	MCZ 16362	11,0	20,4	36,94	
	MCZ 45001	10,2	20,9	34,5	
	MCZ 45002	11,3	22,0	36,8	
	AMNH 170583	10,14	19,55	33,27	
	AMNH 170612	11,08	20,13	33,42	
	Paris 1932/3454	11,96	23,74	40,88	
	BM(NH) 76.1.31.21		–	27,92	
	Stockh. 2020	–	–	37,82	
	Stockh. 2021	10,87	–	35,06	
	Stockh. 2022	11,8		36,94	
	Stockh. 2501	10,26	–	–	
	Stockh. 2677	11,32	–	34,7	
	Stockh. 3351	12,04	22,0	39,76	
	Stockh. 5800	10,45	21,14	36,56	
	Stockh. 5801	11,16	22,07	38,1	
	Stockh. 5802	10,8	22,4	36,1	
	Stockh. 5803	10,72	20,05	37,0	
	Stockh. 5804	10,88	20,58	36,2	
	Stockh. 7881	11,26	20,02	35,6	
	Stockh. 7882	10,22	18,38	32,94	
	Stockh. o. Nr.	10,76	–		
	POD.	11,50	21,18	35,4	
Schnitt	n = 21	10,935			
	n = 16		21,021		
	n = 21			35,85	

Tabelle 1: Vergleich der kleinsten Interorbital-Breite (KlIOBr), der Zygomatica-Breite (Zyg) und des Abstandes Articulare–Symphyse. Die Abkürzungen bedeuten: MCZ = Museum of Comparative Zoology, Harvard; AMNH = American Museum of Natural History, New York; NMNH = National Museum of Natural History, Washington; Paris = Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; BM(NH) = British Museum (Natural History), London; Stockh. = Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
Die Messungen wurden mit einer Schublehre MAUSER INOX vorgenommen, die auf 0,02 mm geeicht ist, jedoch 0,01 anzeigt. Selbstverständlich sind die hier vermessenen Knochen so nachgiebig, daß sie einem stärkeren oder schwächeren Druck der Schublehrenarme nachgeben. Daher können sich im Bereich der Hundertstelmillimeter verschiedene Werte ergeben, weshalb durch die sonst übliche Ab- oder Aufrundung die soeben angegebene Fehlerquelle willkürlich verstärkt würde.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Als Ergebnis dieser Gegenüberstellungen ist beim Vergleich von *Dasogale* mit *Setifer* zu bemerken: Während (bei *Dasogale*) das Breitenwachstum im Interorbitalraum beinahe abgeschlossen erscheint, ist die Entfernung zwischen den Processus zyg. max. aufgrund der wegen der unentwickelten Kausmuskulatur noch nicht distal gebogenen Spitzen der *Processus* deutlich kleiner. Das Wachstum der Mandibula und damit das Längenwachstum des Gesamtschädels ist nach den hier vorliegenden Vergleichswerten (erwartungsgemäß) noch lange nicht abgeschlossen. Demnach handelt es sich bei *Dasogale* tatsächlich um ein noch sehr junges Tier.

Der Vergleich der Werte von *Dasogale* und *Echinops* hingegen zeigt, daß das eindeutig (Zahndurchbruch, Schädelnähte, Krallenform) als Jungtier feststehende Typusexemplar von *Dasogale* sowohl in der Interorbitalbreite als auch in der Mandibularlänge deutlich größere Werte zeigt als *Echinops*. Nur die Entfernung der aufgrund des geringen Alters noch nicht distal gerichteten *Processus zyg. max.* ist kleiner als bei *Echinops*.

Weiters muß darauf hingewiesen werden, daß die von GRANDIDIER angegebenen Maße von „quelques parties du squelette" (er vergleicht sie ausschließlich mit *Echinops*, wobei die Zahl der verwendeten *Echinops*-Skelette nicht angegeben ist!) bis auf die Fußlänge sämtlich kleiner sind als jene von *Echinops*. Auch dies spricht gegen die Richtigkeit der Tendenz GRANDIDIERS, Dasogale näher zu *Echinops* als zu *Setifer* zu stellen: Da bei jungen Tenrecinen die Füße bzw. Hände relativ deutlich größer sind als bei adulten (Abb. 9), ist im Gegensatz zu GRANDIDIER anzunehmen, daß „*Dasogale*" einer größeren Spezies als *Echinops* angehören muß.

Die bildliche Gegenüberstellung je eines etwa gleichalt geschätzten *Echinops* (Abb. 10) und eines *Setifer* (Abb. 11) mit der Co-Type (Abb. 7) läßt besonders in den Schnauzenproportionen die nähere Verwandtschaft (oder Identität) von *Dasogale* mit *Setifer* vermuten.

ad d)

Die Schädelform: Durch das Fehlen des Occipitalteiles beim Typusexemplar kann natürlich nur der Gesichtsschädel und der Mittelschädel zum Vergleich dienen.

Der caudale Rand des Palatinums liegt bei erwachsenen Exemplaren von *Microgale*, *Geogale*, *Oryzorictes* und *Cententes* verhältnismäßig nahe einer gedachten Linie zwischen den caudalen Rändern der jeweiligen letzten Molaren. Nur bei adulten *Setifer* und *Echinops* ist ein gewisser Abstand festzustellen (Abb. 12, Abb. 13). Wenigstens aus diesem Gesichtspunkt ist also die von GRANDIDIER postulierte Zwischenstellung von *Dasogale* zwischen den Microgalinae und Tenrecinae nicht zu halten. Wiederum muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß das als *Dasogale* bezeichnete Tier ein Jungtier war und der Modus des Schädelbasiswachstums bei dieser Tiergruppe unbekannt ist.

Bei den nur sehr wenig distal gerichteten Spitzen der *Processus zyg. max.* bei *Dasogale* handelt es sich zweifellos um eine juvenile Ausprägung. Da selbstverständlich keine Vergleichsexemplare verschiedenen Alters von „*Dasogale*" herangezogen werden können, möge es erlaubt sein, Abb. 14 zu zeigen, die die Schädel eines adulten und eines jungen anderen Centetinen, *Centetes ecaudatus* zeigt: Die *Processus zyg. max.* des Jungtieres sind auch hier deutlich stärker caudal gerichtet als jene des adulten Tieres, bei welchem die distale Ausbiegung durch die altersbedingte Ausbildung der mächtigen Kaumuskeln verursacht wird. Auch FRIANT (1947) zeigte den Foetus eines *Setifer* von 26 mm Länge, bei welchem die beiden *Processus* sogar noch nach einwärts gerichtet sind. Ist die Kaumuskulatur durch Spezialisierung auf Weichfutter schwach entwickelt, behalten die *Processus zyg. max.* auch bei adulten Tenrecinen die caudale Richtung bei, z. B. bei *Hemicentetes*.

ad e)

Die Zähne: Bei der Zahnformel gibt GRANDIDIER korrekterweise die Zahl der Inzisiven, des Canin und der Praemolaren an, vergißt aber zu prüfen, ob der von ihm als M^2 bezeichnete Zahn tatsächlich der letzte ist. Bei der Zählung der vorhandenen Zähne kommt er nun freilich zur selben Zahnformel wie bei *Echinops*.

FRIANT (1947) bildet die obere Zahnreihe eines jungen *Setifer* ab, auf welcher der M^3 noch sehr klein und sehr weit median gelegen zu sehen ist. Als Parallele dazu kann auch Abb. 14 herangezogen werden: Auch bei dem praeadulten *Centetes* ist nicht nur der letzte Molar der oberen Zahnreihe noch nicht sichtbar, sondern es tritt gerade der vorletzte aus. Dieser hat –

ebenso wie bei dem Typusexemplar von *Dasogale* – noch nicht jene typische, zur Achse der vor ihm liegenden Molaren und Praemolaren in deutlichem Winkel stehende Stellung. In diesem Alter ist auch noch gar kein Platz für einen weiteren Molaren gegeben, der gleichwohl beim adulten Tier durchaus vorhanden ist.

Die Stellung des letzten bei *Dasogale* zu sehenden Molaren ist ja ein besonders auffälliges Problem: Sie entspricht in keiner Weise jener bei anderen Tenrecinen (vergl. Abb. 12, 13, 14). Ich möchte hier LECHE (1907) zitieren: „Bei *Microgale cowani, longicaudata* und *pusilla, Limnogale* und *Potamogale* ist der Außenrand des M^3schief nach hinten gerichtet und die konkave Kaufläche ist kleiner geworden, ohne daß ein wesentlicherTeil des Zahnes verschwunden wäre. Noch weiter ist dieser Prozeß bei *Centetes, Ericulus setosus (= Setifer)* und *Hemicentetes nigriceps* gediehen, bei welchem der Labialrand und damit die Kronenlänge stärker reduziert ist und die hintere Außenwurzel, welche noch bei allen vorher genannten Tieren vorhanden ist, verschwunden ist, bzw. ihre Selbständigkeit eingebüßt hat." An zahlreichen Insektivoren-Gebiß-Typen kann festgestellt werden, daß die Linie durch den letzten (permanenten) Molaren bestenfalls rechtwinkelig zur Medianachse des Schädels ist, im allgemeinen aber einen Winkel von 60° zu jener bei *Dasogale* sichtbaren Achse (von distal nasal nach mesial caudal) bildet. Auch dies deutet darauf hin, daß es sich bei dem angeblichen Typusexemplar von *Dasogale* nicht um ein auch nur einigermaßen ausgewachsenes Tier handelt und daß der letzte sichtbare Zahn tatsächlich nicht der letzte Molar sein kann.

Ich möchte noch erwähnen, daß nach LECHE bei *Echinops der* P^4 (nach seiner Zählung: Bei ihm entspricht der P^4dem P^3in der in dieser Arbeit verwendeten Zählung!) der größte Zahn ist, während es bei *Setifer* der M^1 ist – was lt. Abb. 2 auch bei „*Dasogale*" zutrifft.

Daß die ersten Inzisiven im Oberkiefer von *Dasogale* noch kaum länger sind als die zweiten, läßt ebenfalls darauf schließen, daß es sich bei beiden Exemplaren um noch junge Tiere handelt. Übrigens ist ein weiteres Kriterium der Vermutung, daß „*Dasogale*" viel näher zu *Setifer* steht, bzw. damit identisch ist, die Tatsache, daß der obere Canin länger ist als der I^1 (vergl. auch GENEST & PETTER, 1968), was bei *Echinops* nicht der Fall ist (vergl. LECHE, 1897 b).

LECHE (1907) bespricht übrigens auch das Entstehen eines eckzahnartigen Canin innerhalb der Art „*Ericulus setosus*" *(= Setifer setosus)*, und zwar nicht nur im Oberkiefer wie bei *Erinaceus europaeus*, sondern auch im Unterkiefer. Diese betonte Eckzahnbildung im Unterkiefer ist bei „*Dasogale*" zu sehen, nicht aber bei *Echinops:* Bei der letztgenannten Art ragt die Spitze des unteren Canin nicht über eine mit der Spitze der davorliegenden beiden Inzisiven gedachte Linie hinaus, wohl aber bei *Dasogale* (Abb. 15). Damit sind – worauf ebenfalls LECHE schon hinweist – bei *Echinops* nur zwei Kraftpunkte zu bemerken, nämlich einer in den Inzisiven, der andere in den Praemolarenreihen. Bei *Setifer* hingegen besteht ein dritter Kraftpunkt durch die Ausbildung eines mehr oder weniger typischen eckzahnartigen Canins – und dasselbe ist bei *Dasogale* zu bemerken.

Im übrigen entspricht Abb. 3 genau jener von LECHE (1907, Tafel II) als Milchgebiß für *Setifer* angegebenen Zahnzahl und -stellung des Oberkiefers. Auch die Proportionen der Zähne untereinander sprechen für eine Identität mit *Setifer.*

Die für viele zalambdodonten Insectivora und auch schon bei frühen Säugern aus der Späten Kreide *(Zalambdalestes lechei)* vorkommende Schrägstellung der unteren Inzisiven (KIELAN-JAWOROWSKY et al., 1979; LILLEGRAVEN et al., 1981) ist wohl bei *Echinops* gegeben, nicht jedoch in diesem Maße bei *Setifer* und auch nicht bei „*Dasogale*"

Für die Mandibula von *Dasogale* gibt GRANDIDIER als Zahnformel 2 1 3 2 an. Dies entspräche der bei *Echinops* feststehenden Formel und würde *Dasogale* von *Setifer* unterscheiden. Allerdings ergibt sich hier die Frage, ob wir hier nicht bis auf den hier letzten, eben austretenden Molaren ein *deciduus*-Gebiß vor uns haben, umso mehr als, wie die Tafeln 1 und 2 zeigen, die Mandibula längenmäßig noch lange nicht ausgewachsen ist. Nach LECHE (1897 a, 1904) und nach eigenen Erfahrungen bei der Aufzucht von *Setifer setosus* (11 Würfe) schwindet das Milchgebiß erst, nachdem der Schädel seine definitive Größe erreicht hat. Wir können daher auch im Unterkiefer von „*Dasogale*" sehr wohl eine noch unvollständige Zahnzahl vor uns haben. Der Vollständigkeit halber, bzw. um jede Möglichkeit in Betracht zu ziehen, soll noch erwähnt werden, daß eine gelegentlich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

vorkommende Unterzahl von Zähnen bei Centetiden vorkommen kann (PODUSCHKA, 1983).

Nun zu den zusätzlichen Kriterien:

f)
Die Stacheln: Ihre Farbe ist kein brauchbares Unterscheidungskriterium: sowohl bei *Setifer* als auch bei *Echinops* gibt es – wie bei vielen anderen Insektivoren – sogar innerhalb eines Wurfes von Geburt an verschieden gefärbte Tiere (vergl. PODUSCHKA, 1974). Es dürfte sich um ein polygen vererbtes Merkmal handeln.

Von beiden „*Dasogale*"-Exemplaren wurden Aufnahmen mit dem Raster-Elektronenmikroskop Stereoscan Mark 2A gemacht (Abb. 16 und 17). Dazu wurden die Stacheln in einer Sputter-Anlage (Kathoden-Zerstäuber) HUMMER jr. mit einer Goldschicht von 400 Å beschichtet. Die Gegenüberstellung von Abb. 16 und 17 mit Aufnahmen von *Setifer*- und *Echinops*stacheln (Abb. 18 und 19) ergibt eindeutig die Übereinstimmung der „*Dasogale*"-Stacheln mit *Setifer* und den Unterschied zu *Echinops*, bei welchem die konkaven Einzelgruben im Rindenhäutchen von einem viel unregelmäßigeren Netz von Graten umgeben sind (vergl. auch FRIANT, 1948*).

g)
Die Krallen: Die kurzen Krallen (Abb. 20) und ihre auffällige, vom letzten Fingerglied fast rechtwinkelig abstehende Richtung entsprechen durchaus jener bei wenigen Wochen alten *Setifer setosus* (vergl. Abb. 9): Bei dieser Spezies berühren die Krallenspitzen in den ersten Lebenswochen nicht das Substrat, im Gegensatz zu jungen *Echinops* (Abb. 21). Dies ist durch ihre Funktion verständlich. *Echinops* ist ein wesentlich aktiverer und tüchtigerer Kletterer als *Setifer* und benötigt dazu von Jugend an Krallen, die als Haken dienen können.

h)
Der Nasenspiegel: Leider ist er beim Co-Typus aufgrund der Eintrocknung verformt (Abb. 22), zeigt aber keine strukturellen Unterschiede zu dem von *Setifer* (Abb. 23).

i)
Die Vibrissenanordnung: Die Co-Type von *Dasogale* (Abb. 8) zeigt deutlich vier seitliche Reihen der auch bei jungen *Setifer setosus* gut sichtbaren Sinushaarwarzen an der Schnauze (Abb. 9). Die vierte Reihe ist hingegen bei *Echinops* (Abb. 21) aufgrund der kleineren Kopfproportionen bereits auf dem seitlichen Nasenrücken zu liegen gekommen.

Hinsichtlich der Stacheloberfläche bei den Tenrecinen *Echinops* und *Setifer* scheint KOLLMAN (1910) das Opfer einer Verwechslung zu sein: Er behauptet, daß die netzartig wirkende Oberflächenstruktur der *Echinops*-Stacheln sechseckige, sehr regelmäßige „Maschen" zeige, während dies bei *Ericulus (= Setifer)* viel variabler wäre. Er schreibt wörtlich „Enfin les piquants de l'*Echinops* sont ornés d'un réseau en relief, peu saileant, dessinant les mailles hexagonales assez réguliers. Chez l'*Ericulus*, cette sculpture est plus variable. Les points nodaux sont toujours fortment épaissis et plus saillantes" Genau das Gegenteil ist der Fall.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

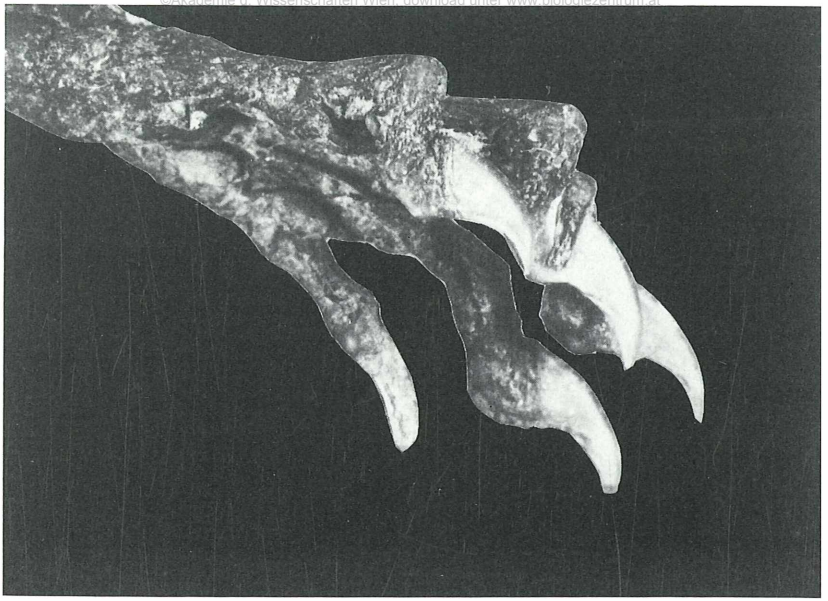

Abb. 20: Krallen der Co-Type, *Dasogale f.*

Abb. 21: Juveniler *Echinops.* Beachte die das Substrat berührenden Krallen der Vorderfüße.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

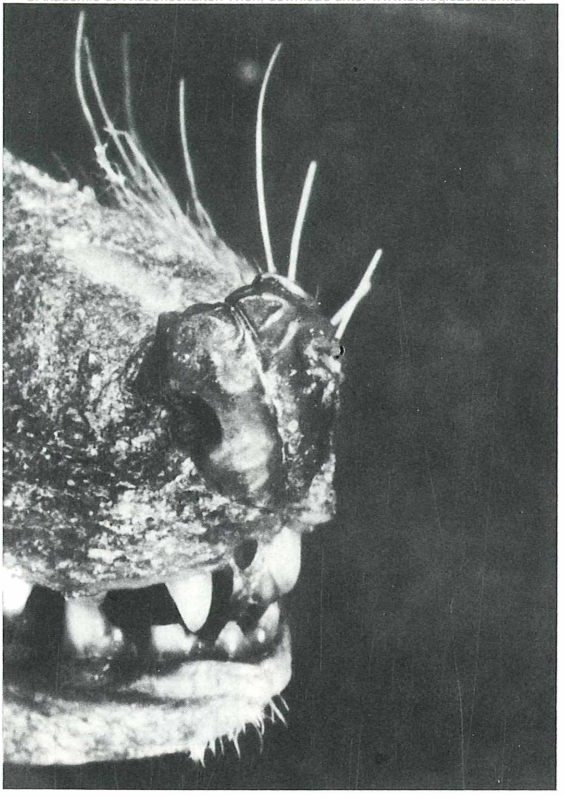

Abb. 22: Nasenspiegel der Co-Type von *Dasogale*.

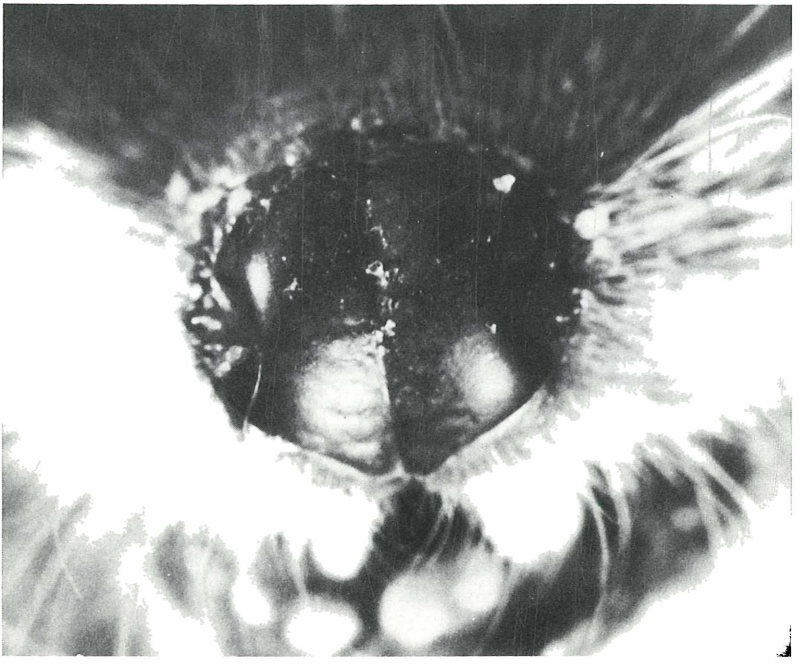

Abb. 23: Nasenspiegel von *Setifer setosus*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

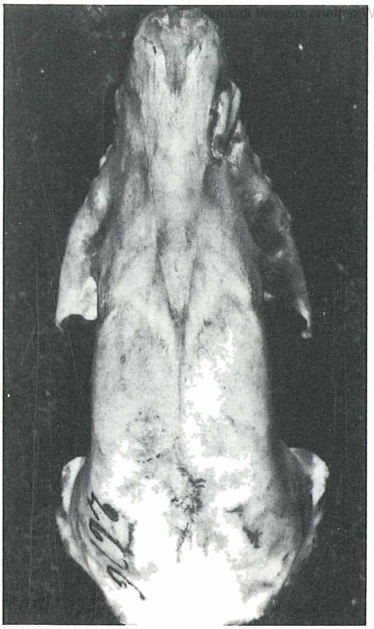

Abb. 24

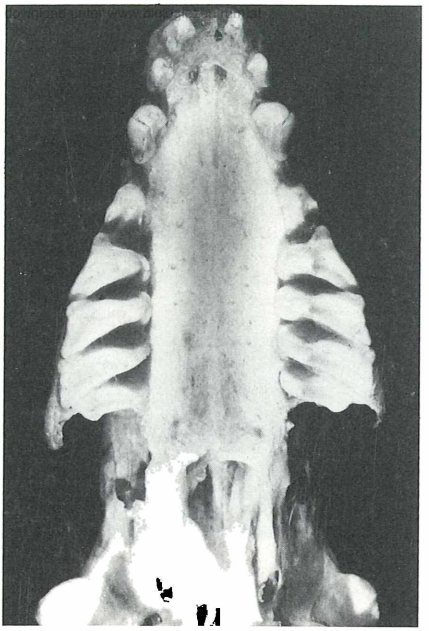

Abb. 25

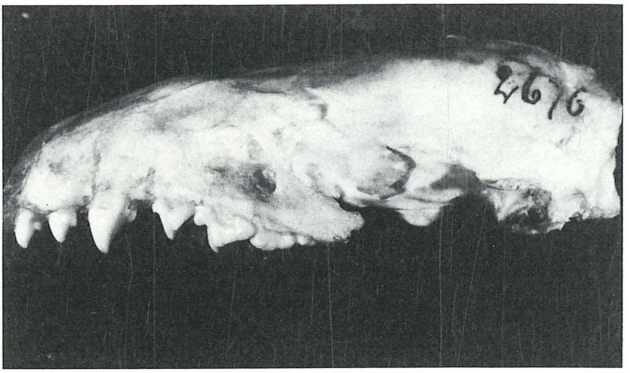

Abb. 26

Abb. 24–28: Schädel eines juvenilen *Setifer setosus* aus der Sammlung Stockholm. Beachte die Übereinstimmungen in allen besprochenen Belangen mit dem Schädel des Typusexemplares von *Dasogale*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

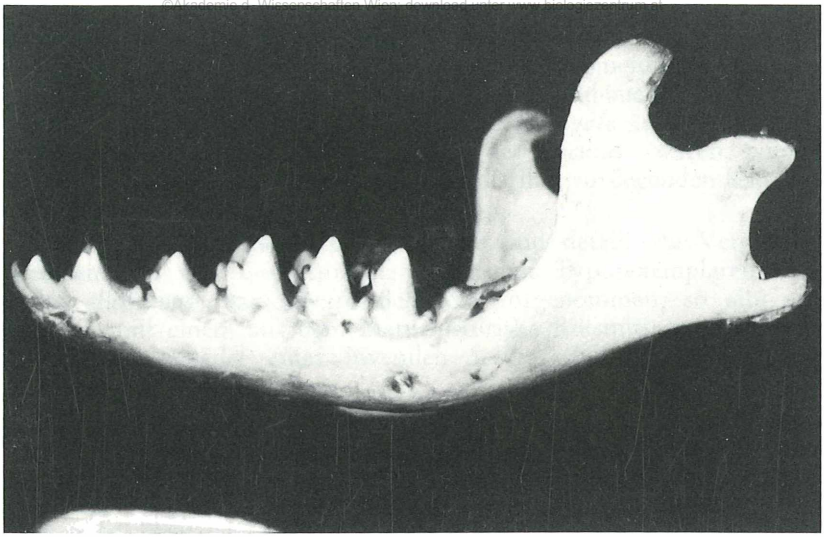

Abb. 27

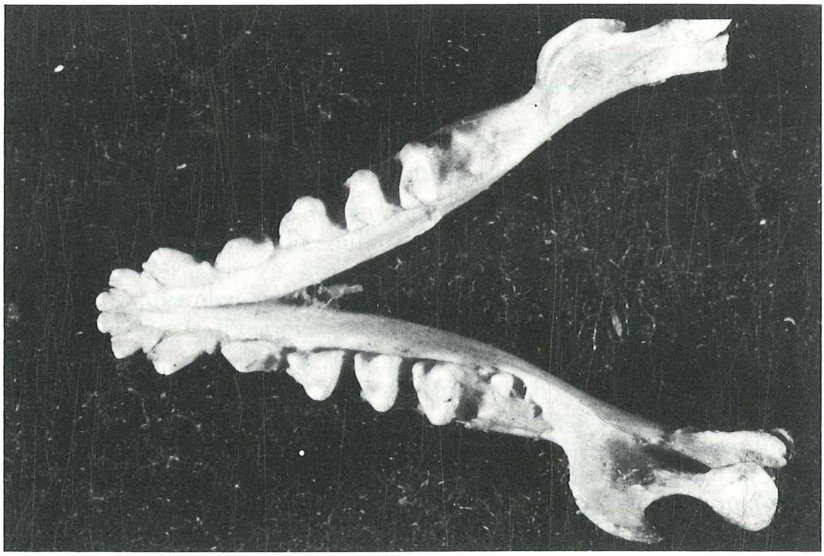

Abb. 28

Alle Fotos, soweit nicht anders bezeichnet: W. Poduschka oder Ch. Poduschka.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

k)
Die Ohren: Sie sind beim jungen *Setifer* noch rund (Abb. 9), erst später gibt die am Hinterrand der Pinna auftretende „Zusammenlege-Falte" den Eindruck einer kleineren Ohrmuschel bei *Setifer* und auch bei *Echinops*. GRANDIDIERS Bemerkung, daß die Ohren bei *Dasogale* „assez grandes si on les compare ä celles des *Echinops* et des *Ericulus*" wären, wurde offensichtlich durch das jugendliche Alter der ihm vorliegenden Kadaver vorgetäuscht.

Wurden bisher möglichst zahlreiche und detaillierte Vergleiche zwischen den von GRANDIDIER vorgelegten Typusexemplaren und adulten *Echinops*- bzw. *Setifer*-Schädeln vorgenommen, so gibt ein Vergleich mit einem aus dem Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm stammenden Schädel eines juvenilen *Setifer* (Nr. Z 2676) letzte Gewißheit:

l)
Sowohl Zahnzahl, Zahngröße, Molarenstellung, Richtung der *Processus zyg. max.* im Oberkiefer als auch Zahl und Austrittsstadium der letzten sichtbaren Molaren im Unterkiefer sind mit den Gegebenheiten bei „*Dasogale*" identisch (Abb. 24 bis 28). Die entsprechenden Maße dieses (Stockholmer) Schädels sind:

KlIOBr: 10,08
Zyg: 16,34
AS: 30,36

Diese Maße sagen aus, daß dieses juvenile *Setifer*-Exemplar trotz der optischen Ähnlichkeit doch etwas älter war als die Type von „*Dasogale*"; die Werte liegen aber über denen von *Echinops* und unter jenen von adulten *Setifer*.

Conclusio

Es erschien nötig, alle die angeführten Einzelkriteria vergleichend zu besprechen, um durch die Fülle der Untersuchungen den möglichen Einwand widerlegen zu können, daß mit diesem – „*Dasogale*" so ähnlichen – juvenilen *Setifer*-Schädel aus Stockholm in Wirklichkeit ein weiteres *Dasogale*-Exemplar gefunden worden wäre.

Nach all diesen Überlegungen und Vergleichen ist das von G. GRANDIDIER (1928) als neue Gattung und Art bezeichnete Taxon „*Dasogale fontoynonti*" nichts anderes als das praeadulte Stadium von *Setifer setosus*. Es ist daher offensichtlich, daß *Dasogale* G. Grandidier, 1928 ein jüngeres Synonym von *Setifer* Froriep, 1806 ist und *D. fontoynonti* G. Grandidier, 1928 ein jüngeres Synonym von *Setifer setosus* (SCHREBER, 1777).

Zusammenfassung

Nach der Erstbeschreibung einer neuen Gattung und Art aus der Insektivoren-Familie Tenrecidae mit dem Namen *Dasogale fontoynonti*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

durch G. GRANDIDIER (1928) wurde die Gültigkeit dieses Taxons nie in Frage gestellt, sondern zumeist kritiklos übernommen.

Im Zuge einer Revision der Ordnung Insectivora wurde das Typusmaterial von *Dasogale* gesucht, gefunden, vermessen und photographiert. GRANDIDIERS Meinung, daß *Dasogale* am ehesten *Echinops* nahestünde und einen Übergang zu den Oryzorictinen bilde, wurde kritisch untersucht und für unbegründet gefunden. Zahlreiche Einzelaspekte von *Dasogale* wurden mit den entsprechenden Gegebenheiten bei *Echinops* und *Setifer* verglichen, allgemeine Entwicklungstendenzen der Ontogenie von Tenreciden in die Untersuchung einbezogen. Endgültige Gewißheit ergaben Aufnahmen der Stacheln mit dem Rasterelektronenmikroskop und der Vergleich mit einem im selben Entwicklungsstadium befindlichen juvenilen *Setifer* aus der Sammlung Stockholm.

Dadurch konnte festgestellt werden, daß es sich bei der vermeintlichen Gattung und Art „*Dasogale fontoynonti*" um nichts anderes als um juvenile *Setifer* von etwa 7–8 Wochen handelt. Die Gattungs- und Artnamen sind daher ein Synonym für *Setifer setosus*.

Summary

After G. GRANDIDIER's (1928) first description of a new Tenrecid genus and species „*Dasogale fontoynonti*", the validity of the taxon never was challenged, but mostly accepted uncritically. In the course of the revision of the order Insectivora, the typus specimens of *Dasogale* were searched for, found, measured, and photographed. GRANDIDIER's opinion, that *Dasogale*, being a transistory genus to the Oryzorictinae, should be closely related to *Echinops*, was investigated critically and found to be not correct. Numerous aspects found with *Dasogale* were compared with those with *Setifer* and *Echinops*, general tendencies in the ontogeny of Tenrecidae were considered. Final proof was obtained by investigation with a scanning electronic microscope, as also by comparison with a juvenile *Setifer* of about the same age from the Stockholm collection.

Thus, the supposed genus and species "*Dasogale*" is nothing more than juvenile *Setifer*, 7–8 weeks of age. The genus and species names therefore disappear into the synonymy of *Setifer setosus*.

Danksagung

Unsere Arbeit wurde ermöglicht durch die großzügige Unterstützung von seiten der Stiftung Volkswagenwerk, wofür wir herzlich danken. Großen Dank schulden wir auch Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Dietrich STARCK (Frankfurt) für die kritische und konstruktive Durchsicht des Manuskriptes und Dr. P. J. H. VAN BREE (Inst. voor taxonomische Zoölogy, Amsterdam) für wertvolle Korrekturen. Die elektronenmikroskopischen Arbeiten wurden durch die wieder so

fördernde Hilfe von Herrn Prof. Dr. F. SCHALLER am Zoolog. Inst. der Universität Wien, Abteilung Feinstruktur, durchgeführt, wobei die technischen Vorarbeiten und die Aufnahmen in dankenswerter Genauigkeit von Herrn Anton LOSERT vorgenommen wurden. Für die Ermöglichung des Studiums des hier angeführten Museumsmaterials haben wir den folgenden Kollegen sehr herzlich zu danken: Dr. J. A. W. KIRSCH und Miss Maria RUTZMOSER, Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Cambridge/USA); Dr. Carl F. KOOPMAN, American Museum of Natural History (New York); J. Phillip ANGLE, National Museum of Natural History (Washington); Prof. Dr. Francis PETTER, Museum National d'Hist. Nat. (Paris); Miss P. D. JENKINS, British Museum (Natural History), (London); Dr. Carl EDELSTAM, Naturhistoriska Riksmuseet (Stockholm).

Literatur

ALLEN, G. M. (1939): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zoöl. *83*, 1–763.

ANDERSON, S. & J. K. JONES (1967): Recent Mammals of the World. Ronald Press Comp., New York.

CLEMENS, W. A. (1979): Marsupialia. In: J. A. LILLEGRAVEN, Z. KIELAN-JAWOROWSKY & W. A. CLEMENS (edts.): Mesozoic Mammals: 192–220. California Press, Berkeley.

CORBET, G. B. & J. E. HILL (1980): A World List of Mammalian Species. British Museum & Cornell University Press, London & Ithaca.

EISENBERG, J. F. (1981): The Mammalian Radiations. University of Chicago Press, Washington.

EISENBERG, J. F. & E. GOULD (1970): The Tenrecs: A Study in Mammalian Behavior and Evolution. Smith. Contr. Zool., *27*, Washington.

FRIANT, M. (1947): Les formules detaires déciduale et permanente d'un Insectivore de Madagascar, l'Ericule (*Ericulus setosus* SCHREB.). Rev. Zool. Bot. Afr. *40*, 107–112.

FRIANT, M. (1948): Sur la morphologie des piquants chez les Ericulinae, Insectivores malgaches. Bull. Soc. Zool. France, *72*, 113–114.

GENEST, H. & F. PETTER (1968): Madagascan Lipotyphla. In: MEESTER, J. (Ed.): Preliminary Identification Manual for African Mammals. Smithsonian Inst., Washington.

GRANDIDIER, A. & G. PETIT (1932): Zoologie de Madagascar. Paris.

GRANDIDIER, G. (1929): Un nouveau type de Mammifère insectivore de Madagascar, le *Dasogale fontoynonti* G. Grand. Bull. Académ. Malgache. Nouv. sér. *11*, 84–90.

HEIM DE BALSAC, H. (1972): Insectivores. In: R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD: Biogeography and Ecology in Madagascar. Junk Publisher, The Hague.

HEIM DE BALSAC, H. & F. BOURLIÈRE (1955): Systematique. In: P. P. GRASSÉ: Traité de zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Ordre des Insectivores, Tome XVII: 1653–1712.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

HERTER, K. (1962): Über die Borstenigel von Madagascar (Tenrecinae). Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, (N. F.) *2* (1), 5–37

HERTER, K. (1968): Die Insektenesser. In: Grzimeks Tierleben, Säugetiere 1, Seite 169–232. Kindler Verlag, Zürich.

JENTINK, F. A. (1879): On the Hedghogs from Madagascar. Notes from the Leyden Museum, Leiden: 137–151.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., T. M. BROWN & J. A. LILLEGRAVEN (1979): Eutheria. In: J. A. LILLEGRAVEN, Z. KIELAN-JAWOROWSKA & W. A. CLEMENS (edts.): Mesozoic Mammals: 221–258. California Press, Berkeley.

KOLLMAN, M. (1910): Note sur les genres *Ericulus* Geoffroy et *Echinops* Martin. Bull. Mus. Nat. d'Hist. Natur., 299–300.

LECHE, W (1897a): Zur Morphologie des Zahnsystems der Insectivoren. I. – Anat. Anz., *13*, 1–11.

LECHE, W (1897b): Zur Morphologie des Zahnsystems der Insectivoren. II. – Anat. Anz. *13*, 513–529.

LECHE, W. (1904): Über Zahnwechsel bei Säugetieren in erwachsenem Zustand. Zool. Anz., *27*, 219–222.

LECHE, W. (1907): Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. 2. Teil: Phylogenie, 2. Heft: Die Familien der Centetidae, Solenodontidae und Chrysochloridae. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

LILLEGRAVEN, J. A., M. C. MCKENNA & L. KRISHTALKA (1981): Evolutionary relationships of middle Eocene and younger species of *Centetodon* (Mammalia, Insectivora, Geolabididae) with a description of the dentition of *Ankylodon* (Adapisoricidae). Univ. of. Wyoming Publ., *45*, 1–115.

PETTER, J.-J. & A. PETTER-ROUSSEAUX (1963): Notes biologiques sur les Centetinae. la Terre et la Vie, *1*, 66–80.

PODUSCHKA, W. (1974): Fortpflanzungseigenheiten und Jungenaufzucht der Großen Igel-Tenrek *Setifer setosus* (Froriep, 1806), Zool. Anz. Jena, *193*, 145–180.

PODUSCHKA, W. (1983): Zum Problem der Klassifizierung der Oryzorictinae. (In Vorber. z. Druck.)

SIMPSON, G. G. (1945): The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat.-Hist., *85*, 1350.

STARCK, D. (1974): Die Säugetiere Madagascars, ihre Lebensräume und ihre Geschichte. Steiner, Wiesbaden.

STARCK, D. (1978): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Band I. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

THENIUS, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). In: Handbuch der Zoologie, *8*/47 Lief. 1–368.

THENIUS, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere, UTB, Gustav Fischer, Stuttgart.

VAN VALEN, L. (1967): New Paleocene Insectivores and Insectivore Classification. Bull. Amer. Mus. Nat. Nist., *135*, 219–284.

WALKER, E. (1964): Mammals of the World, Bd. I. – John Hopkins Univ. Press, Baltimor and London.

ZIEGLER, A. C. (1971): A Theory of the Evolution of Therian Dental Formulas and Replacement Patterns. Quart.-Rev. Biol., *46*, 226–249.